

Paris 1970

ORSAY

Série A

N° d'Ordre :

703

Sujet de la Thèse

L'EVOLUTION DE L'OVAIRE CHEZ LA NYMPHE ET L'ADULTE
DE TENEBRIO MOLITOR (COLEOPTERE). LA VITELLOGESE.

ARTICLE PRINCIPAL

recouvrant en partie la thèse de Doctorat ès Sciences Naturelles
enregistrée au C.N.R.S. sous le Numéro AO 5076.

LAVERDURE Anne - Marie

Soutenue le 14 Novembre 1970 à la FACULTE DES SCIENCES D'ORSAY
devant le Jury :

MM. WOLFF : Président

BERGERARD : Rapporteur

LENDER :
Examineurs.

Mme CHARNIAUX - COTTON :



L'ÉVOLUTION DE L'OVAIRE CHEZ LA NYMPHE ET L'ADULTE DE *TENEBRIO MOLITOR* (COLÉOPTÈRE). LA VITELLOGENÈSE (1).

PAR

Anne-Marie LAVERDURE.

L'évolution de l'ovaire nymphal de *Tenebrio molitor* est liée à la présence de l'ecdysone, responsable *in vivo* et *in vitro* de la différenciation progressive de la zone transitoire et du vitellarium, et de la croissance des ovocytes.

Chez la femelle adulte, en ce qui concerne la croissance des ovocytes, l'hormone gonadotrope du cerveau peut agir directement, ou bien indirectement par l'intermédiaire de substances présentes dans le corps gras. L'alimentation est responsable de l'activation du cerveau dont l'hormone allatotrope assure la reprise de l'activité des *corpora allata*. L'hormone juvénile possède une fonction métabolique : à partir de l'apport nutritif alimentaire, elle provoque au niveau du corps gras la synthèse et la libération dans le sang des protéines vitellogènes, absorbées par les ovocytes.

Pupal and adult development of the ovary in *Tenebrio molitor* (Coleoptera). Vitellogenesis.

In presence of ecdysone, pupal development of the ovary occurs in *Tenebrio molitor*. *In vivo* and *in vitro*, this hormone excites the progressive differentiation of the transitory zone and vitellarium, and oocyte growth.

In adult females, the brain gonadotropic hormone can act directly or indirectly on oocyte growth. In the second case, fat body substances replace the direct action of the neurosecretory cells. Feeding causes brain activation. Brain allatotropic hormone insures *corpora allata* activity. Juvenile hormone has a metabolic function. Through feeding, this substance acts on fat body cells to synthesise and release vitellogenic proteins in the haemolymph. During vitellogenesis, oocytes absorb these particular proteinic fractions.

La lecture des articles généraux consacrés aux phénomènes de la reproduction chez les Insectes, met en évidence la grande diversité des mécanismes qui contrôlent l'évolution de l'ovaire. Chez *Tenebrio molitor* (Coléoptère), les expériences effectuées à l'aide de techniques variées donnent des résultats convergents qui permettent de préciser les conditions nécessaires à l'évolution de l'ovaire au moment de la

(1) Ce travail a été présenté pour obtenir le grade de Docteur ès-Sciences Naturelles. Thèse N° AO 5076 du C.N.R.S. Faculté des Sciences d'Orsay, 1970.

reproduction. Nous distinguerons trois étapes dans cette évolution. La différenciation des différentes parties de l'ovariole au cours de la vie nymphale, la phase de prévitellogenèse et la phase de vitellogenèse proprement dite qui s'effectuent après la mue imaginale.

I Etude histologique de l'évolution de l'ovaire.

A. — DESCRIPTION ET ÉVOLUTION DE L'OVAIRE NYMPHAL :

Chez *Tenebrio molitor*, on distingue deux ovaires constitués de 15 à 18 ovarioles qui se rejoignent à la base en un oviducte latéral. Les deux oviductes latéraux forment un oviducte impair et médian.

Au moment de la nymphose, l'ovariole est constitué uniquement d'un filament terminal et d'un *germarium* relié à l'oviducte latéral par un pédicelle. Dans le *germarium*, on reconnaît trois catégories de cellules : les cellules nourricières, les noyaux interstitiels et les jeunes ovocytes dont les chromosomes sont en première phase de maturation. Dès ce stade, il n'y a plus d'ovogonies en réserve (LENDER et LAVERDURE, 1964 a).

Au cours de la vie nymphale qui dure une dizaine de jours, on note une augmentation du volume du cytoplasme et du noyau des cellules nourricières. Quelques-unes se modifient dans la région basale du *germarium* : elles sont à l'origine des cordons nourriciers qui partent vers les ovocytes. Par ailleurs, les noyaux du tissu interstitiel subissent une migration dans le sens antéro postérieur du *germarium*. Ils formeront les tissus préfolliculaires antérieur et postérieur.

Chez la nymphe âgée de 3 à 4 jours une nouvelle zone, la *zone transitoire* se différencie. Dans cette région, les follicules s'organisent et se disposent en file. Les ovocytes commencent leur phase d'accroissement.

La troisième zone, le *vitellarium* est visible chez les nymphes âgées de 5 à 6 jours. Cette zone contient 2 à 3 follicules alignés, séparés par un tissu interfolliculaire. Le volume des ovocytes continue de s'accroître.

B. — DESCRIPTION ET ÉVOLUTION DE L'OVAIRE ADULTE :

Après la nymphose, chez l'adulte, les ovarioles gardent la structure qu'ils possèdent à la fin de la vie nymphale. Les ovocytes engagés dans la zone transitoire y poursuivent leur phase d'accroissement. Les cordons nourriciers sont fonctionnels : la coloration par le bleu de toluidine (SCHLOTTMAN et BONHAG, 1956), ou par le vert de méthyle pyronine permet d'y mettre en évidence de l'A.R.N. Les premières gouttelettes vitellines se déposent 48 h après la mue imaginale. Les tests histochimiques montrent que le vitellus est constitué de glycoprotéines. Le volume des ovocytes augmente encore pendant la vitellogenèse et les œufs arrivent à maturité au bout d'une dizaine de jours.

L'évolution de l'ovariole de *Tenebrio molitor* au moment de la reproduction comporte donc trois phases successives. La première phase s'effectue chez la nymphe : elle est caractérisée par l'apparition de la zone transitoire et du vitellarium et par le début de la croissance des ovocytes. La seconde phase ou phase de prévitellogénèse commence après la mue imaginale : elle est caractérisée par une augmentation du volume des ovocytes. Enfin, la troisième phase de vitellogenèse proprement dite est caractérisée par le dépôt des plaquettes vitellines dans les plus gros ovocytes. Nous étudierons successivement ces trois étapes et les facteurs nécessaires au déroulement normal de ces phénomènes.

II Les facteurs responsables de la différenciation de l'ovariole pendant la vie nymphale.

A. — LES CONDITIONS NÉCESSAIRES *in vivo* :

Si on pose une ligature entre le thorax et l'abdomen, on constate tout d'abord l'arrêt des phénomènes de la métamorphose. En même temps, la différenciation de la zone transitoire et du vitellarium est bloquée au stade atteint lors de la ligature, mais la croissance des ovocytes s'effectue normalement là où ils se trouvaient lors de l'opération. Cependant, l'organisation des follicules ne se produit pas (LAVERDURE et HUET, 1965). Si on pose une ligature entre la tête et le thorax, on perturbe également le déroulement de la métamorphose. Mais l'évolution de l'ovariole est normale : la zone transitoire et le vitellarium apparaissent. On en conclut que les abdomens isolés contiennent toutes les substances nécessaires à la croissance des ovocytes qui s'effectue en l'absence des glandes endocrines. Par contre, l'ecdysone contrôle la différenciation de la zone transitoire et du vitellarium.

Pour préciser ces résultats, j'ai implanté des ovaires de nymphes dans des prénymphes. Comme nous le verrons plus loin, la composition protéique du milieu intérieur est très comparable chez la nymphe et chez la prénympe. On constate que dans le milieu larvaire, la croissance des ovocytes s'effectue normalement. Mais on observe seulement la poursuite des différenciations commencées lors de l'implantation, sans apparition de nouvelles structures. La présence d'ecdysone qui est une condition nécessaire à l'évolution de l'ovaire n'est pas une condition suffisante. Deux hypothèses peuvent être envisagées : 1) Le taux d'ecdysone présent chez la prénympe est incorrect. 2) L'hormone juvénile, absente chez la nymphe mais présente chez la prénympe peut inhiber la réponse de l'ovaire à l'action stimulatrice de l'ecdysone. Les techniques de cultures organotypiques permettent de mettre à l'épreuve ces deux hypothèses.

B. — LES CONDITIONS NÉCESSAIRES *in vitro* :

L'ovariole nymphal cultivé sur le milieu de base survit bien pendant toute la durée de l'expérience (6 à 12 jours). Les cellules nourricières et les ovocytes du germarium se maintiennent parfaitement (LAVERDURE, 1969 a, 1970 c). Le milieu de culture de base contient donc les substances nécessaires à la survie de l'ovaire *in vitro*. Mais l'évolution de l'explant ne se poursuit pas. D'après les résultats obtenus *in vivo*, on peut penser que l'arrêt des phénomènes de différenciation est dû à l'absence d'ecdysone.

Si on ajoute au milieu de culture, de l'ecdysone dissoute dans l'éthanol à 10 %, on constate que le résultat dépend de la quantité d'hormone ajoutée au milieu et de l'âge de l'explant. Avec 1 µg d'ecdysone par ml de milieu, on observe le déclenchement de la croissance des ovocytes dans les organes prélevés chez les nymphes âgées de 3 à 4 jours. Une dose de 2 µg d'hormone par ml de milieu est nécessaire si l'ovaire est prélevé chez une nymphe plus jeune. 2 µg d'hormone assurent la poursuite des différenciations commencées lors de l'implantation dans un ovaire prélevé chez une nymphe âgée de 5 à 6 jours. De même, il faut ajouter une quantité d'ecdysone supérieure : 3 µg, si l'organe provient d'une nymphe plus jeune. Il faut noter que l'éthanol seul provoque une légère stimulation de la croissance et de la différenciation. Dans toutes ces expériences, le fonctionnement de l'ovaire est normal : les cordons nourriciers sont fonctionnels *in vitro*.

L'ecdysone est donc responsable en culture de la croissance des ovocytes et de la différenciation de la zone transitoire et du vitellarium. La quantité d'hormone nécessaire pour assurer la poursuite des différenciations est supérieure à la dose nécessaire pour déclencher la croissance des ovocytes. Ceci est à rapprocher des résultats obtenus *in vivo* : la croissance des ovocytes s'effectue dans les abdomens isolés. On peut penser qu'il y a encore ou déjà assez d'ecdysone en circulation dans l'animal. Mais cette quantité d'hormone ne permet pas la différenciation de l'ovaire.

Dans les expériences d'implantations d'ovaires chez les prénymphes, l'hormone juvénile peut agir en même temps que l'ecdysone. Qu'en est-il *in vitro* ? Si on ajoute 5 µg d'ester méthylique du farnesol dissous dans 1 µl d'huile par ml de milieu de culture, on note un résultat analogue à une culture sur le milieu de base : survie sans croissance ni différenciation. Si on ajoute simultanément dans le milieu 3 µg d'ecdysone et 5 µl d'ester méthylique du farnesol, on constate que la présence de l'analogue de l'hormone juvénile inhibe totalement la réponse de l'ovaire à l'action stimulatrice de l'hormone prothoracique. Ce phénomène d'antagonisme entre les deux substances explique pourquoi il n'est pas possible d'obtenir la différenciation de nouvelles structures dans l'ovaire nymphal implanté dans un milieu larvaire (LAVERDURE, 1970 a).

III Les facteurs responsables de la phase de prévitellogenèse.

. — LES CONDITIONS NÉCESSAIRES *in vivo* :

Expérimentalement, on constate que l'inanition ou l'alletomie n'ont pas d'action sur la phase de premier accroissement des ovocytes qui s'effectue normalement jusqu'au stade de dépôt des premières gouttelettes vitellines chez les femelles soumises au jeûne ou allatectomisées (MORDUE, 1965 b ; LAVERDURE, 1967 a). Par contre la décapitation inhibe totalement le phénomène qui est donc contrôlé par des facteurs hormonaux céphaliques. Effectivement, l'implantation de cerveaux de larves ou d'adultes à des femelles décapitées rétablit la croissance des ovocytes. Il faut remarquer ici que les cerveaux de larves sont actifs. D'ailleurs, si on implante un ovaire dans un milieu larvaire, la croissance des ovocytes s'effectue normalement (LAVERDURE, 1967 b). Quel est le mode d'action du cerveau à ce stade ? Pour répondre à cette question, j'ai cultivé en association des ovaires et des complexes céphaliques.

B. — LES CONDITIONS NÉCESSAIRES *in vitro* :

En culture *in vitro*, la gonade survit bien sur le milieu de base contenant du tréhalose. Les cellules nourricières, les cordons nourriciers et les ovocytes de la zone transitoire se maintiennent parfaitement. Cependant, toute croissance est arrêtée. Les jeunes ovocytes du germarium et les ovocytes du vitellarium dégénèrent. Mais si on remplace le tréhalose par du glucose, on observe la survie du vitellarium avec dépôt de gouttelettes vitellines dans les ovocytes prêts à entrer en vitellogenèse lors de l'explantation (LENDER et LAVERDURE, 1967, 1968 ; LAVERDURE, 1967 c, d).

La culture en association d'ovaires et de complexes céphaliques assure non seulement la survie de la zone transitoire et du vitellarium, mais aussi la croissance des ovocytes. Après quelques jours de culture les ovocytes du vitellarium ont achevé leur phase de prévitellogenèse. Si le milieu contient du tréhalose, il s'y dépose du glycogène. Si le milieu contient du glucose, il s'y dépose du vitellus. Les jeunes ovocytes du germarium dégénèrent.

Le cerveau exerce donc une action directe par voie hormonale sur la croissance des ovocytes : toutes les connexions nerveuses sont rompues. Pour préciser ces résultats, j'ai réalisé des extraits de cerveaux par l'éther. La présence de la fraction soluble n'améliore pas les résultats par rapport à une culture sur le milieu de base. Par contre, la fraction insoluble assure à la fois la survie et l'évolution normale de l'ovaire : dans le germarium, on observe la survie des jeunes ovocytes et des cellules nourricières. Dans la zone transitoire les ovocytes moyens poursuivent leur phase de premier accroissement. Dans le vitellarium, les ovocytes achèvent leur phase de prévitellogenèse et, si le milieu contient du glucose, les plus gros ovocytes entrent en vitellogenèse.

Chez *Tenebrio molitor*, on sait que les cellules neurosécrétrices de la *pars intercerebralis* sont responsables de la croissance des ovocytes (MORDUE, 1965 b). Dans toutes les expériences réalisées *in vivo* et *in vitro*, on peut penser que la neurosécrétion cérébrale, probablement de nature peptidique ou polypeptidique, et de ce fait éther insoluble, est responsable des phénomènes observés.

La neurosécrétion peut agir de deux façons différentes. Elle peut avoir une action directe sur l'ovaire, ou bien une action indirecte en provoquant la synthèse de substances nécessaires à la croissance des ovocytes. Est-il possible d'obtenir ce résultat en absence de neurosécrétion mais en fournissant certaines substances à l'ovaire ? Pour résoudre ce problème, j'ai utilisé un broyat du corps gras traité par l'éther, après évaporation du solvant. Ajouté dans le milieu de culture, ce broyat assure la survie totale de l'ovariole, y compris le maintien des jeunes ovocytes du germarium, et la croissance des ovocytes de la zone transitoire et du vitellarium. Si le milieu contient du glucose, il y a dépôt de vitellus dans les plus gros ovocytes (LAVERDURE, 1967 c ; LENDER et LAVERDURE, 1968). Ces résultats ont été précisés par séparation des deux fractions du corps gras extraites par l'éther.

En présence de la fraction du corps gras insoluble dans l'éther, on observe la survie des ovocytes du germarium, de la zone transitoire et du vitellarium. Mais toute croissance est arrêtée. Ce résultat est analogue, en ce qui concerne la survie des jeunes ovocytes à ce que nous avons observé en présence de la fraction éther-insoluble du cerveau. Mais le résultat diffère en ce qui concerne la croissance des ovocytes. Pour cette raison, il m'a paru intéressant de cultiver les ovaires en présence de la fraction du corps gras soluble dans l'éther. Dans ces conditions, les jeunes ovocytes du germarium dégénèrent. Mais on observe que la croissance des ovocytes se poursuit très bien dans la zone transitoire et dans le vitellarium, et que la vitellogenèse commence. Cette expérience montre que l'excitation cérébrale n'est pas nécessaire pour provoquer la croissance des ovocytes si on fournit certaines substances à l'ovaire.

IV Les facteurs responsables du dépôt du vitellus.

A. — VITELLOGENÈSE ET MILIEU NUTRITIF :

Les *Tenebrio* s'alimentent après la mue imaginale. Si on soumet les femelles au jeûne, on constate que la vitellogenèse est perturbée. Quand il y a dépôt de vitellus dans quelques ovocytes, celui-ci est rapidement résorbé et la vitellogenèse s'arrête (LAVERDURE, 1967 a). On peut se demander si l'inanition provoque des perturbations dans le milieu intérieur dont il faut tout d'abord étudier la composition chez l'animal normal.

Les électrophorèses de l'hémolymphe montrent que le protéogramme est identique au cours des stades larvaires (BUTLER et

LEONE, 1966 ; LAVERDURE, 1968, 1969 b, 1970 b). Il subit des modifications qualitatives et quantitatives chez la prénympe. Chez l'adulte, on décèle une fraction protéique supplémentaire chez les femelles en cours de vitellogenèse. Cette protéine particulière est en rapport avec le dépôt du vitellus. En effet, l'étude de la composition protéique de broyats d'ovaires permet d'y mettre en évidence une protéine de migration électrophorétique identique à la fraction spéciale du sang des femelles, et dont la concentration augmente jusqu'à la ponte, au fur et à mesure que le vitellus se dépose dans les ovocytes. Les expériences d'immunodiffusion et d'immunoélectrophorèse permettent de dire d'une part qu'il s'agit de la même fraction, composée en réalité de deux protéines, et d'autre part que cette fraction existe également dans l'hémolymphe des mâles adultes. Elle est par ailleurs absente de l'hémolymphe des larves, des prénympes et des nymphes.

Au cours des stades larvaires, l'étude des protéines solubles du *corps gras* montrent qu'elles sont identiques à celles de l'hémolymphe. A partir du stade prénympe, on voit apparaître les fractions vitellogènes. Elles persistent chez la nymphe et chez l'adulte et existent dans des deux sexes. D'autre part, chez les mâles adultes on retrouve ces protéines dans les broyats de testicules. Elles sont absentes dans les autres tissus de l'Insecte.

Ces résultats permettent d'assimiler ces protéines à une fraction en rapport avec la sexualité. Ce sont des protéines vitellogènes qui doivent être libérées dans le sang à une concentration assez importante pour que la vitellogenèse soit possible. En effet, le dépôt du vitellus ne se fait pas si l'ovaire est implanté dans un milieu larvaire où elles sont absentes, ou dans un milieu adulte mâle où leur concentration est très faible (LAVERDURE, 1967 a, b). Or chez les femelles soumises au jeûne, la vitellogenèse est anormale. Est-ce que l'inanition influence le métabolisme des protéines vitellines ? Dans ces conditions, elles existent dans le corps gras depuis le stade prénympe. On constate que lorsqu'il y a dépôt de vitellus dans les ovocytes, elles disparaissent du corps gras, puis 24 heures plus tard de l'hémolymphe. Puis la vitellogenèse s'arrête. S'il n'y a pas de dépôt de vitellus, les protéines restent dans le corps gras sans être libérées dans le sang. Cette expérience permet de conclure que les protéines vitellogènes sont synthétisées dans le corps gras à partir de l'apport nutritif alimentaire, elles sont libérées dans le sang et absorbées par les ovocytes pendant la vitellogenèse.

B. — VITELLOGENÈSE ET MILIEU HORMONAL :

L'expérience montre que la décapitation inhibe totalement le dépôt du vitellus (LAVERDURE, 1967 a). La réimplantation de complexes céphaliques de larve ou d'adulte la rétablit ; mais la réimplantation de cerveaux seuls est sans action. Il y aurait donc une action des *corpora allata*. En effet, l'allatectomie bilatérale inhibe la vitello-

genèse et après réimplantation de glandes larvaires on observe le dépôt du vitellus dans les ovocytes. En dehors du facteur alimentaire, l'hormone des *corpora allata* est également nécessaire à la vitellogenèse. Est-ce que le jeûne influence le fonctionnement du système endocrine ?

L'implantation de complexes céphaliques ou de *corpora allata* de femelles nourries à des femelles à jeun rétablit la vitellogenèse. Les résultats sont moins bons, voire nuls si on utilise des implants provenant d'animaux à jeun. L'alimentation exerce donc une action stimulante sur le complexe céphalique. D'autre part, on constate que ce sont les complexes céphaliques qui possèdent les *corpora allata* les plus gros qui sont les plus actifs. Chez les femelles nourries, le volume des *corpora allata* varie parallèlement au cycle de la vitellogenèse (LENDER et LAVERDURE, 1964 a, b ; MORDUE, 1965 a). Chez les femelles à jeun, ces glandes présentent de faibles variations de volume et sont inactives. Il y a donc une relation entre la nutrition de l'animal, l'activité des *corpora allata* et le dépôt du vitellus. De quelle manière se fait l'action de l'alimentation sur les glandes ? L'implantation simultanée de cerveaux prélevés chez un animal nourri et de *corpora allata* prélevés chez un animal à jeun déclenche la vitellogenèse chez une femelle décapitée. L'action stimulante de l'alimentation se fait donc au niveau du cerveau dont la fonction allatotrope assure l'activité des *corpora allata* (LENDER et LAVERDURE, 1965).

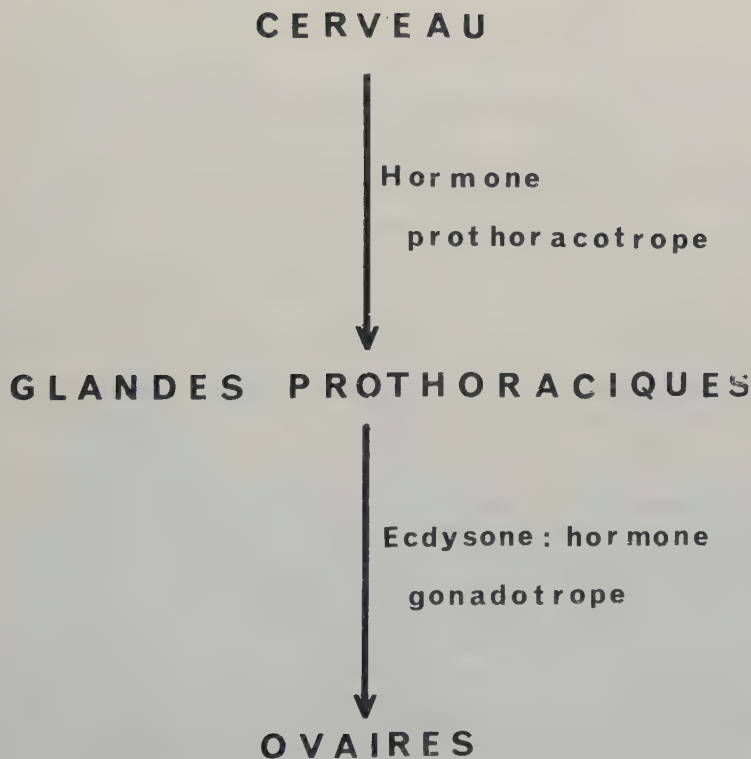
In vitro, la vitellogenèse s'effectue en l'absence de *corpora allata*. Ceci semble écarter l'hypothèse d'une fonction gonadotrope directe de l'hormone juvénile sur l'ovaire. Mais l'hormone peut posséder une fonction métabolique. Par électrophorèse, on constate que les protéines vitellines n'apparaissent jamais dans l'hémolymphe d'une femelle allatectomisée et ceci bien que l'animal se réalimente après l'opération (LAVERDURE, 1970 b). D'autre part, on observe au niveau du corps gras que ces protéines ne sont pas utilisées et de plus que leur concentration n'augmente pas. Ces résultats montrent que l'hormone des *corpora allata* exerce une fonction métabolique au niveau du corps gras où elle est responsable de la synthèse et de la libération des protéines vitellines dans le sang.

Conclusions.

Chez la nymphe de *Tenebrio molitor*, l'intégrité du système neuro-endocrine est indispensable à l'évolution de l'ovaire (Schéma 1). *In vivo* et *in vitro*, l'ecdysone assure à la fois la différenciation des ébauches et la croissance des ovocytes. L'ester méthylique du farne-sol possède *in vitro* l'action juvénilisante de l'hormone des *corpora allata*. Il y a antagonisme entre les deux hormones au niveau de l'ovaire si on les ajoute simultanément dans le milieu de culture.

Chez la femelle adulte, la phase de prévitellogenèse est contrôlée par l'hormone gonadotrope du cerveau. La neurosécrétion isolée par fractionnement du cerveau peut agir *in vitro* directement sur l'ovaire

SCHEMA 1

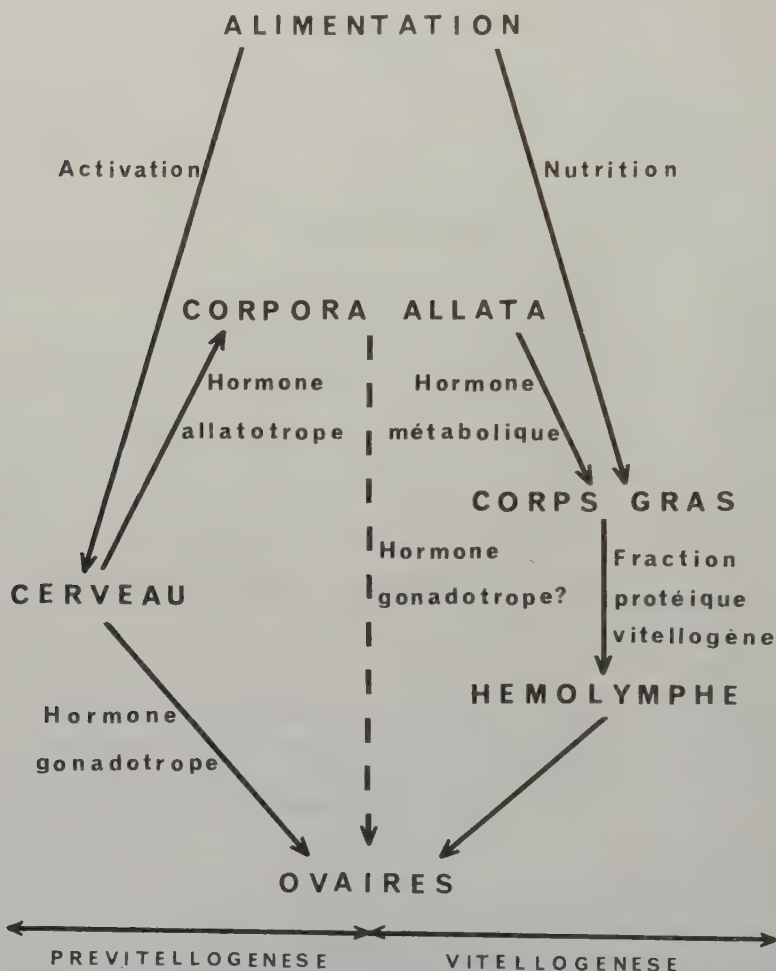


Conditions hormonales
nécessaires à la différenciation de l'ovariole de la nymphe.

pour provoquer la croissance des ovocytes et améliorer la survie de l'explant. Cette action directe peut être remplacée, également *in vitro*, par l'action de substances présentes dans le corps gras.

Le dépôt du vitellus, formé de glycoprotéines, commence 48 heures après la mue imaginale. La vitellogenèse est anormale chez les femelles soumises au jeûne et est totalement inhibée par l'allatec-

SCHEMA 2



Interactions des facteurs alimentaires et hormonaux
nécessaires à la vitellogenèse chez l'adulte.

tomie. L'alimentation stimule le cerveau dont l'hormone allatotrope assure la reprise de l'activité sécrétrice des *corpora allata*. L'hormone des *corpora allata* possède une fonction métabolique et agit

au niveau du corps gras. A ce niveau, elle provoque à partir de l'apport nutritif alimentaire, la synthèse et la libération des protéines vitellogènes particulièrement abondantes dans l'hémolymphe des femelles adultes (Schéma 2).

Laboratoire de Biologie Animale, C. B. Professeur Th. LENDER,
Faculté des Sciences. Bât. 445. 91 - Orsay.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE.

- BUTLER, J. E. et LEONE, C. A. (1966). — Antigenic changes during the life cycle of the beetle, *Tenebrio molitor*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 19, 699-711.
- LAVERDURE, A-M. (1967 a). — Rôles de l'alimentation et des hormones cérébrales dans la vitellogenèse chez *Tenebrio molitor* (Coléoptère). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 92, 629-640.
- LAVERDURE, A-M. (1967 b). — Mode d'action des *corpora allata* au cours de la vitellogenèse chez *Tenebrio molitor* (Coléoptère). *C. R. Acad. Sci. Fr.*, 265, 145-146.
- LAVERDURE, A-M. (1967 c). — Culture *in vitro* des ovaires de *Tenebrio molitor* (Coléoptère). Importance de la composition du milieu sur la survie, la croissance et la vitellogenèse. *C. R. Acad. Sci. Fr.*, 265, 505-507.
- LAVERDURE, A-M. (1967 d). — Cultures organotypiques d'ovaires de femelles adultes de *Tenebrio molitor*. Survie et vitellogenèse. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 92, 494.
- LAVERDURE, A-M. (1968). — Etude, par électrophorèse en gel d'amidon, de l'évolution des protéines au cours du développement post-embryonnaire de *Tenebrio molitor* (Coléoptère). *C. R. Acad. Sci. Fr.*, 267, 1996-1998.
- LAVERDURE, A-M. (1969 a). — Culture *in vitro* de l'ovaire nymphal de *Tenebrio molitor* (Coléoptère) en présence d'ecdysone. *C. R. Acad. Sci. Fr.*, 269, 82-85.
- LAVERDURE, A-M. (1969 b). — Mise en évidence, par électrophorèse en gel d'amidon, de l'existence d'une protéine sexuelle chez *Tenebrio molitor* (Coléoptère). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 94, 299.
- LAVERDURE, A-M. (1970 a). — Action de l'ecdysone et de l'ester méthylique du farnesol sur l'ovaire nymphal de *Tenebrio molitor* (Coléoptère) cultivé *in vitro*. *Ann. Endocrinol.*, 31, 516-524.
- LAVERDURE, A-M. (1970 b). — Etude électrophorétique des variations du protéinogramme au cours du développement post-embryonnaire de *Tenebrio molitor* (Coléoptère). Etude comparée du cas de *Galleria mellonella* (Lépidoptère). *Ann. Endocrinol.*, 31, 504-515.
- LAVERDURE, A-M. (1970 c). — Action de l'ecdysone sur l'ovaire nymphal de *Tenebrio molitor* (Coléoptère) cultivé *in vitro*. *Année Biol.*, 9, 455-462.
- LAVERDURE, A-M. et HUET, Cl. (1965). — Action du complexe céphalique et des glandes prothoraciques sur le développement de l'ovariole de la nymphe de *Tenebrio molitor* (Coléoptère). *C. R. Soc. Biol.*, 159, 60-62.
- LENDER, T. et LAVERDURE, A-M. (1964 a). — L'évolution de l'ovaire, la vitellogenèse et la sécrétion des « *corpora allata* » chez la nymphe et l'adulte de *Tenebrio molitor* (Coléoptère). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 89, 495-509.
- LENDER, T. et LAVERDURE, A-M. (1964 b). — La vitellogenèse et la sécrétion des *corpora allata* de *Tenebrio molitor* (Coléoptère). *C. R. Acad. Sci. Fr.*, 258, 1086-1088.

- LENDER, T. et LAVERDURE, A-M. (1965). — Rôle du complexe céphalique au cours de la vitellogenèse de *Tenebrio molitor* (Coléoptère). *C. R. Acad. Sci. Fr.*, 260, 557-559.
- LENDER, T. et LAVERDURE, A-M. (1967). — Culture *in vitro* des ovaires de *Tenebrio molitor* (Coléoptère). Croissance et vitellogenèse. *C. R. Acad. Sci. Fr.*, 265, 451-454.
- LENDER, T. et LAVERDURE, A-M. (1968). — Cultures organotypiques des des ovaires de *Tenebrio molitor* (Coléoptère) « *in vitro* ». Survie, croissance et vitellogenèse. II. *Int. Coll. Invert. tissue Culture. Tremezzo (Como)*, 138-146.
- MORDUE, W. (1965 a). — Studies on oöcyte production and associated histological changes in the neuroendocrine system in *Tenebrio molitor* L. *J. Insect Physiol.*, 11, 493-503.
- MORDUE, W. (1965 b). — The neuroendocrine control of oöcyte development in *Tenebrio molitor* L. *J. Insect Physiol.*, 11, 505-511.
- SCHLOTTMAN, L. et BONHAG, P. F. (1956). — Histology of the ovary of the adult mealworm *Tenebrio molitor*. *Univ. California Publ. Entomol.*, 11, 352-394.
-

